ANNALE VAN DIE UNIVERSITEIT
VAN STELLENBOSCH

Jaargang XXVII, Reeks A, No. 3 (1951)

NUWE GEGEWENS AANGAANDE DIE ONTOGENESE VAN DIE NEUSKLIERE, DIE ORGAAN VAN JACOBSON EN DIE DEKBENE VAN DIE SKEDEL BY DIE GENUS ANAS

deur

F. J. GREWE, M.Sc.

Soölogiese Instituut, Universiteit van Stellenbosch

Met 10 Teksfigure

Ingehandig: Desember 1948

ABSTRACT

As in *Gallus* an evanescent, rudimentary organ of Jacobson is shown to occur during the early ontogeny of *Anas*. The anlage and subsequent development of the nasal glands are described. In the study of the ontogeny of the dermal bones special attention is given to the squamosal, quadrato-jugal and lacrimal since considerable difference of opinion still exists concerning their homologies in birds. The squamosal is shown to originate on the otic process of the quadrate cartilage. The earliest appearance of the vomer indicates that it has a paired origin. The ligamentum lacrimo-jugale is preformed in cartilage continuous with the antorbital plate.

INHOUD

INLEIDING

Die doelstelling van hierdie werk is van tweërlei aard: eerstens om ondersoek in te stel na die optrede en ontwikkeling van die neuskliere en die orgaan van Jacobson by *Anas*, en tweedens om by die onderhawige genus die vroegste anlages van die dekbene van die skedel, hul anatomiese veranderings gedurende die ontogenie, en hulle topografiese verhoudings na te gaan. Spesiale aandag is gegee aan die squamosum, quadratojugale en lacrimale, aangesien daar nog heelwat verskil van mening omtrent die homologieë van hierdie bene bestaan.

MATERIAAL EN TEGNIEK

Snitserieë is gemaak van embrio's van 3, 3½, 4½, 5½, 6½, 7½, 8½, 9½, 10½, 11½, en 21 dae. Die materiaal is gefikseer in 10% formalien, daarna, waar nodig, ontkalk in HNO_3 — alkohol, en by die ouer embrio's is die harde horinglagie op die snawel verwyder. Stukverwing is uitgevoer met Boraks-karmyn en kontrakleuring met Azaan. Snitdikte: 21-dae-embrio — 20 u, en die res 12 u. Deurgaans is baie bevredigende resultate verkry.

Grafiese rekonstruksies op grafiekpapier, gelinieer in millimeters, is gemaak van tekenings wat met behulp van 'n panphotmikroskoop vervaardig is.

Tot my beskikking was verder snitreekse van 16 en 23 dae oud embrio's van *Anas*, gemaak deur Mnr. P. J. Swart, asook 'n embrionale reeks van *Mabuia capensis* van Dr. M. E. Malan.

DEEL I

HISTORIESE OORSIG

Die vroegste werk wat handel oor die kliere wat by voëls in die voorste dorsale hoek van die orbit geleë is, is dié van Jacobson (1813) waarin hy dit met die klier van Stenson (by soogdiere) vergelyk. 'n Benaming vir hierdie kliere is vir die eerste keer deur Nitzsch ingevoer en word deur hom „Nasendrüsen" genoem. Hy publiseer in 1820 'n omvattende werk oor die neuskliere by 'n groot aantal genera en kom tot die gevolgtrekking dat die neuskliere van „watervoëls" groter en beter ontwikkel is as die van „landvoëls".

Hierna verskyn van tyd tot tyd verskeie werke oor die neuskliere by verskillende species, en 'n aantal navorsers probeer die probleem van die skynbaar verlore gegane orgaan van Jacobson by voëls oplos deur die neusklierbuise hiermee te homologiseer. So wys V. Kölliker in 1860 op die ooreenkoms van die neusklierbuis by die hoender met die orgaan van Jacobson van soogdiere. Born (1879) wat ook die ontwikkeling van die neuskliere by die hoender nagegaan het, trek dit in twyfel, aangesien die orgaan van Jacobson as 'n hol uitsakking in die neussak-epitheel ontstaan en hierdie buis 'n soliede uitstulping is. Born was skynbaar nie bewus van die feit dat by die oorgrote meerderheid van voëls daar aan elke kant twee kliere is nie, en dat die enkele buis by die hoender die binneste is nie; gevolglik vind hy dit laakbaar om die klier met die laterale neusklier van reptiele te homologiseer. Hierdie onsekerheid omtrent die homologieë van die neuskliere met hul in die neussak openende buise het Ganin (1890) beweeg om ondersoek in te stel by twintig verskillende genera. Sy gevolgtrekkings is dat die laterale neuskliere van voëls en reptiele, die klier van

Stenson by soogdiere en die dorsale neuskliere van *Amphibia* homoloog is. Die binneste buis beskou hy as 'n sekondêre afvoergang wat 'n dubbele oorsprong kan hê: „was die nähere morphologische Bedeutung dieses secundären Ganges betrifft, so kann man ihn als ein reduciertes Jacobson'sches Organ betrachten, oder vielleicht ist dieser Gang ein Rest des Ausführungsganges einer anderen, sogenannten septalen Nasendrüse". Hy is egter die mening toegedaan dat dit 'n gereduseerde orgaan van Jacobson voorstel en word later ondersteun deur V. Mihalkovics (1898). Laasgenoemde beskou die gedeelte van die buis wat mediaan van die neussakke geleë is, as die persisterende orgaan van Jacobson, terwyl die gedeelte van die buis wat ventraal en lateraal van die neussakke verleng is, 'n ware neusklierbuis voorstel.

Alle onsekerheid omtrent die homologieë van die orgaan van Jacobson by voëls is in 1903 uit die weg geruim deur Cohn, 'n student van Peter.

Cohn is die eerste navorser wat by voëls die vroegste anlages van die neusgroef ondersoek, en wat besef dat indien die orgaan by voëls aanwesig is (en dit is baie onwaarskynlik dat dit by hierdie groot groep totaal afwesig kan wees) dit, net soos by die ander gewerweldes waarby dit voorkom, in hierdie vroeë ontogenetiese stadia aanwesig behoort te wees. In baie jong hoender-embrio's, 5·3-5·9 mm. koplengte, vind hy aan die mediane wand van die neusgroef 'n insakking van die reukepiteel. Hierdie insakking stem, te oordeel na sy vorm, ligging en tyd van verskyning, ooreen met die orgaan van Jacobson van reptiele, maar ontwikkel nie verder nie en verdwyn in die hoender na die 5·9 mm. koplengte-stadium.

EIE ONDERSOEKINGS

(*a*) *Die orgaan van Jacobson*

By die ondersoekte embrio's van *Anas* het ek in die 3½-dae-embrio aan die mediane wand van die neusgroef 'n insakking gekry, wat soortgelyk is aan die struktuur wat deur Cohn as die anlage van die orgaan van Jacobson beskou is. Voordat tot 'n verdere bespreking van sy topografie, histologiese bou en tyd van verskyning oorgegaan word, is dit nodig om 'n kort oorsig te gee oor die ontwikkeling van die neusgroewe, teneinde aan te dui watter mate van ontwikkeling die reukorgane bereik het op dié tydstip wanneer die anlages van die orgaan van Jacobson waargeneem word. Weens 'n gebrek aan die nodige volledige tussenstadia, berus die bespreking hieroor hoofsaaklik op die werke van Born (1879), Fuchs (1908) en Cohn (1903).

Histologies beskou, bestaan die reukveld uit verhoogde eenlagige silinderepiteel waarvan die kerne basaal geleë is, sodat hulle na buite 'n skyf kernlose cytoplasma vertoon. Die reukorgaan wat as vlak reukveld en nog later as weinig verdiepte reukgroef ventro-lateraal van die kop en onder die oë geleë is, neem in 'n effens ouer stadium 'n posisie aan die ventrale kant van die kop in. Hierdie verskuiwing geskied deur aktiewe wasdom van die weefsel aan die ventro-laterale gedeelte van die kop. Die neusgroef mond nou ventraal uit en beslaan ongeveer 'n driehoekige holte, terwyl die reukepiteel hier tot oor die rande van die groef strek.

Die primêre insinking van die reukveld tot 'n groef geskied deur aktiewe wasdom van die sinsepiteel en nie deur passiewe verskuiwing waardeur die omringende bindweefsel die reukveld oorgroei en so in die diepte druk nie. Eers wanneer die reukgroef selfstandig deur proliferering van die sinsepiteel 'n taamlike uitgesproke diepte bereik het, begin 'n sel-woekering in die naburige mesodermale weefsel en

bring ook 'n passiewe verdieping teweeg. Dit is die bevindings van Peter (1900) en word ook gestaaf deur Cohn (1903).

Op 'n latere stadium van ontwikkeling is daar 'n duidelike grens tussen die reuk-epiteel en die gewone huid-ektoderm omdat die huid hier twee-lagig is terwyl die reukepiteel eenlagig bly met langer selle. Eers word die neusgroef alleen deur sinsepiteel uitgevoer maar later verkry die huid-ektoderm ook aandeel in die bekleding van die neusgroef. Dit geskied van agter af, en die reukepiteel word dus passief in die diepte gedwing.

By die 3-dae-embrio het die neusgroef 'n lengte van omtrent 260 *u* bereik. Apikaal is dit 'n smal gleuf wat na agter toe wyer word en koudaal aan sy dorsale kant baie effens lateraal gebuig is. Elke groef word deur twee geswelde „Wülste", 'n buitenste „lateraler Nasenfortsatz" en 'n binneste „medialer Nasenfortsatz" (Fuchs 1908), begrens. Koudaalwaarts word die bokaak (Oberkieferfortsatz) tot in hierdie wyk verleng en vorm hier die laterale grens van die neusgroef. Die groewe open nog oor hulle hele lengte ventraal en word mediaan deur 'n breë tussenwand, die primitiewe neusseptum, van mekaar geskei. Apikaal beklee die epidermis omtrent een-sesde van die groef en koudaalwaarts omtrent een-vierde van die groef. Wat die histologie en morfologie van die neusgroewe betref, stem hierdie stadium dus blykbaar ooreen met die embrio's deur Cohn beskryf, waarvan die koplengte 5·3-5·9 mm. is, maar die struktuur aan die mediane wand van die neusgroef wat deur Cohn as die anlage van die orgaan van Jacobson aangewys word, is by hierdie embrio nog nie waar te neem nie.

'n Dergelike struktuur verskyn by 'n effens ouer stadium van 3½ dae. Dit is hier aanwesig as 'n halfmaanvormige uitstulping, geleë in die middel van die mediane neusgroefwand, en bestaan uit gewone reukepiteel met silinderagtige selle en basaal-geleë kerne. In 'n apikaal-koudale rigting beslaan dit ongeveer 200 *u*. Na vore word dit tot in die „Nasenvorhof" verleng, maar die agterste grens is nie duidelik nie, omdat die opening in die neussak na agtertoe wyer word en die agterste gedeelte van die gleuf geleidelik in die neussak opgeneem word (figg. 1(a), 1(b), en 1(c). Hierdie onvolledige begrensing aan sy koudale kant kan moontlik daaraan toegeskryf word dat die insinkingsproses hier nog nie voltooi is nie.

Aan die agterpunt van die orgaan is die spleet wat die neusgroef met die mond-holte verbind, taamlik breed, maar dit word na agter toe geleidelik smaller deurdat die „lateraler" en „medialer Nasenfortsatz" mekaar nader. Dit verdwyn dan deurdat laasgenoemde twee gedeeltes met mekaar versmelt om die „primitiver Gaumen" (Fuchs 1908) te laat ontstaan. Hierdie versmeltingsproses het pas 'n aanvang geneem en strek slegs oor 60 *u*. Net agter die primitiewe verhemelte is die neusgroef weer deur middel van 'n dun spleet wat die primêre choana voorstel, in verbinding met die mondholte, en dit eindig koudaal tussen die verlenging van die bokaak en die „medialer Nasenfortsatz".

Die topografie van die orgaan van Jacobson met betrekking tot die primitiewe verhemelte is eienaardig aangesien dit hier voor die primitiewe verhemelte voorkom, terwyl by die ander werweldiere, waar dit aanwesig is, dit net agter die primitiewe verhemelte en aan die voorpunt van die primêre choana geleë is. Dit moet egter onthou word dat die orgaan van Jacobson nie by voëls tot funksionele ontwikkeling kom nie en onmiddellik na sy verskyning weer verdwyn. Soos blyk uit die 4½-dae-embrio gaan die neusgroewe spoedig ook toe in die wyk waar die anlage van die orgaan geleë was, en hierin lê ongetwyfel 'n verklaring vir die topografie van die

orgaan, te meer omdat die agterste gedeelte van die orgaan 'n geringer mate van ontwikkeling bereik as die voorste gedeelte.

Cohn (op. cit.) beskryf 'n versmelting van die „lateraler" en „medialer Nasenfortsatz" in sy embrio met 6·5 mm. koplengte, wat 'n stadium voorstel net nadat die orgaan van Jacobson weer verdwyn het. In vergelyking met toestande by die hoender beteken dit dus by *Anas* 'n effens vertraagde verskyning van die orgaan of 'n vervroegde totstandkoming van die primitiewe verhemelte.

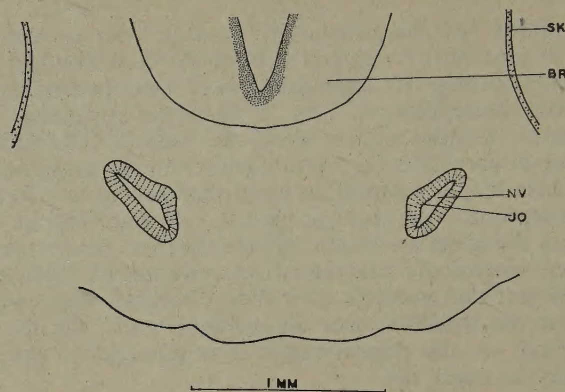


Fig. 1(a)

Die voorpunt van die orgaan van Jacobson geleë in die „Nasenvorhof."

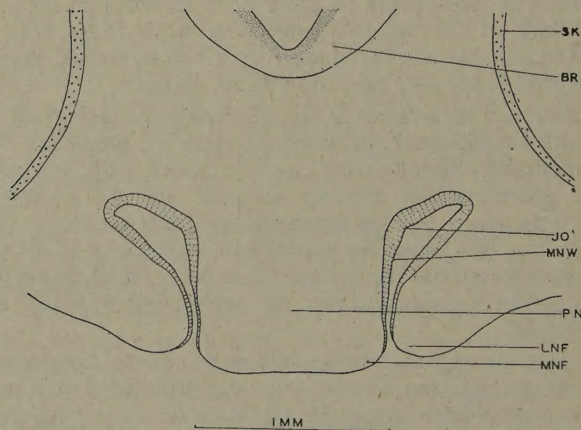


Fig. 1(b)

Ongeveer die middel van die orgaan van Jacobson geleë aan die voorpunt van die primêre choana.

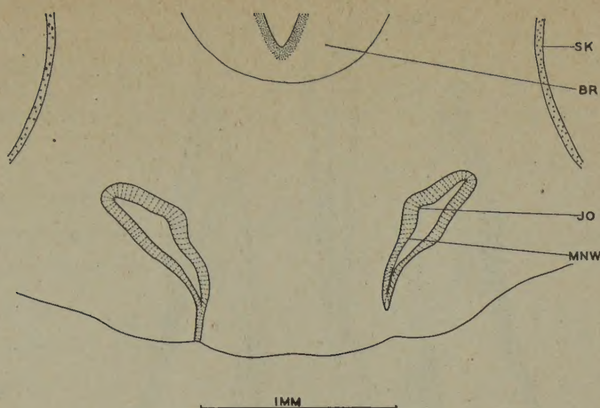


Fig. 1(c)

Die agterpunt van die orgaan van Jacobson;
dit het nie 'n skerp begrensing nie.

Oor die histologie van die orgaan by die hoender skryf Cohn „Die Zellen, die diese Anlage des Jacobsonschen Organs beim Huhne anskleiden, charakterisieren sich durch ihre cylindrische Gestalt mit basal gestelltem Kern deutlich als Sinneszellen. Sie sind zwar etwa half so hoch als die Epithelzellen im übrigen Teil der Riechgrube, aber immerhin noch doppelt so hoch als die Zellen der äusseren Hautbekleidung". By *Anas* lyk die epiteel wat die orgaan beklee, presies dieselfde as die reukepiteel wat die res van die groef uitvoer, en hoewel die selhoogte van die epiteel wat aan die ventrale kant van die orgaan geleë is, afneem, is daar tussen die dorsale epiteel en die reukepiteel wat die res van die neusgroef uitvoer, geen verskil in selhoogte nie.

Ter vergelyking het ek ook by 'n embrionale reeks van die akkedis, *Mabuia capensis*, die histologie, vorm en ontstaan van die orgaan nagegaan, en ek is oortuig daarvan dat die anlage van die orgaan van Jacobson by voëls volkome ooreenstem met dié van reptiele.

(*b*) *Die Neuskliere*

By *Anas* is die neuskliere aan die dorsale rant van die orbit geleë. Dit begin net agter die dorsale agterpunt van die lacrimale en strek lateraal van die frontale koudaalwaarts tot net agter die oog soos in fig. 2 aangedui. Na vore toe is dit in 'n dwarssnit driehoekig en lateraal van die frontale geleë. Die frontale vertoon hier hoegenaamd geen groef aan die kant teenoor die kliere nie. Aan die agterpunt van die oog is daar aan die laterale kant van die frontale teenoor die kliere 'n vlak groef waarin die mediane gedeelte van die kliere geleë is. In hierdie wyk lê die kliere in 'n dwarssnit dorso-ventraal en sy ventrale punt strek tot ongeveer so hoog soos die middel van die oog.

Innervering geskied deur vesels wat aan die ramus lateralis nasi behoort, aan die voorpunt van die kliere versamel, en lateraal van die foramen olfactorium advehens by hierdie tak aansluit.

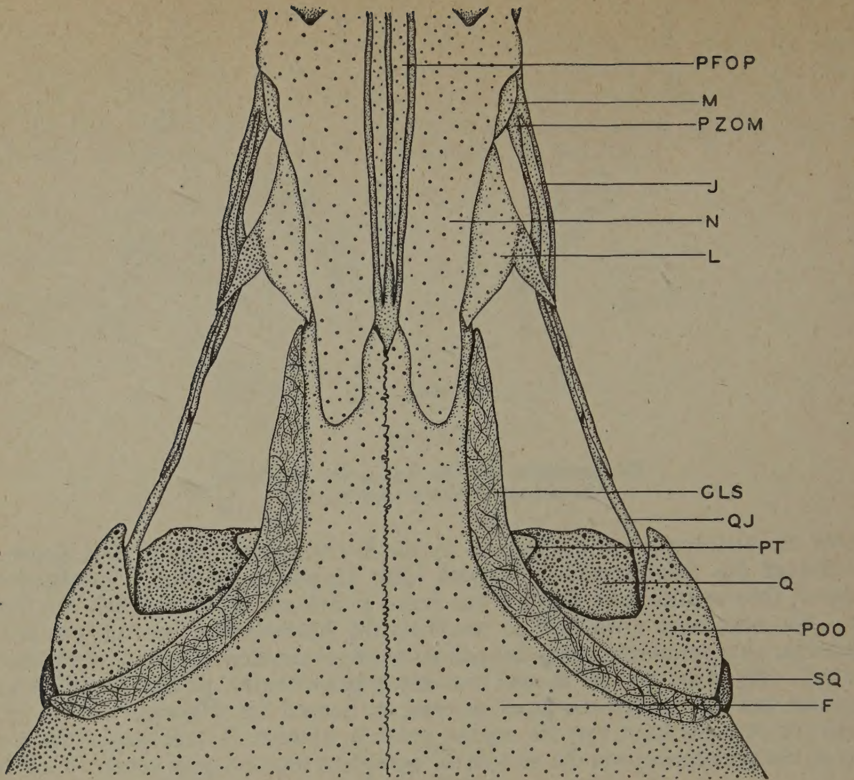


Fig. 2

Dorsale rekonstruksie van die dekbene en neuskliere van die 21-dae-embrio.

Die kliere is goed gevaskulariseer en bloedvoorsiening geskied langs 'n tak van die arteria ophthalmica wat die kliere aan hul voorpunt binnedring.

Verbinding met die neussakke word bewerkstelling deur twee buise wat ook aan die voorpunt van die kliere ontspring. Hulle is bindweefselig met mekaar verbind en verloop saam met die ramus lateralis nasi en 'n vene lateraal van die cartilago parietotectalis na vore. Na agter word hul lateraalwaarts bedek deur die lacrimale en na vore deur die nasale. Die buis wat van die lateraal geleë klier afkomstig is, verloop saam met sy maat tot aan die agterent van die atrioturbinale. Hiervandaan swaai dit ventraalwaarts, verloop onder om die neussak tussen die ramus medialis nasi en die neussak deur, en open aan die mediane wand van die neussak ongeveer op dieselfde hoogte as sy maat aan die laterale kant. Laasgenoemde swaai mediaanwaarts net nadat sy maat hom verlaat het en open in die laterale wand van die neussak aan die agterpunt van die instulping wat deur die atrioturbinale gevorm word.

Die verloop van die buis wat aan die laterale wand van die neussak ontspring, is konstant, maar eienaardige afwykings tree op in die verloop van die mediane buis. By die 21-dae-embrio sluit dit links by die laterale buis aan, 'n entjie agter laasgenoemde se opening in die neussak. Aan die regterkant is daar ook net 'n enkele buis wat 'n neusklier vorm, want die mediane buis verloop hier lateraal van die

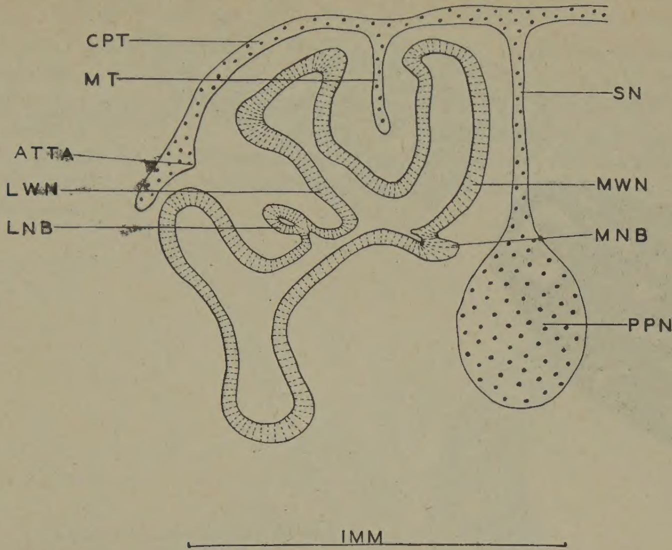


Fig. 3

Openinge van die neusklierbuise in die neussakke by die 16-dae-embrio.

cartilago parietotectalis na vore in plaas van na agter, en eindig blind. By die 16-dae-embrio is sy verloop aan die regterkant normaal, maar aan die linkerkant verloop dit 'n hele ent na agter dorso-lateraal van die vomer, en eindig blind net voor die choane. By die 23-dae-embrio tree daar aan die regterkant 'n derde buis op, deurdat die laterale buis verdeel net nadat dit die neussak verlaat. Hierdie bykomende buis verloop saam met die ander twee, maar bereik nie die neusklière nie en eindig blind 'n klein entjie agter die voorpunt van die frontale.

Aan die agterpunt van die dorsale lacrimale-uitsteeksel swaai die buise dorsaalwaarts, neem 'n posisie in lateraal van die frontale en begin verdeel om oorsprong te gee aan die glandulae supraorbitales.

Sowel die buise as hul vertakkings word uitgevoer met silinderepiteel. Die hoofbuise is onreëlmatig vertak en elke vertakkinkie word omhul deur 'n lagie bindweefsel, wat aansluit by die bindweefselkapsel wat geheel die kliere omring, sodat die kliere in 'n dwarssnit lobvormig verskyn (Figg. 4 en 5).

In die voorste gedeelte van die klier kan die twee hoofbuise nog duidelik onderskei word van hul omringende vertakkinge, omdat hul 'n groter lumen vertoon. 'n Dwarssnit dui aan dat al die buisies rond is, en afgesien van die heel fynere divertikula wat solied verskyn, is daar 'n lumen in elkeen. Die kleiner buisies ontstaan as

uitsakkings uit die hoofbuise en gee op hul beurt uitsakkings af. Laasgenoemdes ontspring onreëlmatig, soms twee tot drie op dieselfde plek, en volg net soos die ander buise 'n lengteverloop na agtertoe.



Fig. 4

Dwarssnit deur die voorpunt van die neuskliere by die 23-dae-embrio.

In die lumina van die groter buise en aan die basis van die divertikula kan die sekreet van die kliere al waargeneem word.

Die ontogenie bewys dat die neusklierbuise as uitgroeisels van die neussakke ontstaan, dorsaalwaarts groei tot bokant die oë, en hier verdeel om oorsprong te gee aan die kliere. Hul vroegste anlages is waar te neem in die 6½-dae-embrio waar hul as twee knoppies aan weerskante van die neussakke verskyn. By die 7½-dae-embrio het die buis wat bestem is om later die mediane klier te vorm, 'n lengte van omtrent 60 *u* bereik, terwyl die mediane buis omtrent 190 *u* lank is. By die 8½-dae-embrio het die laterale buis gegroei tot 'n lengte van 110 *u* en die mediane buis tot 240 *u*. Laasgenoemde eindig hier lateraal van die processus praenasalis en mediaan van die neussakke, net dorsaal van die ramus medialis nasi, terwyl dit in die 9½-dae-embrio 'n lengte van 450 *u* bereik en tot ventraal van die neussakke verleng word. Die laterale buis het in laasgenoemde stadium 'n lengte van 240 *u* bereik. Eers in die 10½-dae-embrio word die mediane buis lateraal van sy maat verleng en verloop saam met hom na agter. Die mediane buis eindig 'n entjie voor sy maat en ondergaan 'n verdikking voordat dit eindig. Die laterale buis eindig net ventraal van die agterste dorsale punt van die lacrimale.

Tot voor die embrio die 16-dae-stadium bereik, verskyn daar nog geen lumen in die buise nie: dit is eers by die 16-dae-stadium waarneembaar en baie klein. In die onderhawige embrio word die twee buise aan die regterkant, bokant die oog, 'n hele ent na agter toe verleng en lê ingebed in 'n strook bindweefsel waarvan die kerne taamlik dig gepak is. Die mediane buis eindig 'n hele entjie voor die laterale buis en toon nog geen uitsakkings nie. Aan die linkerkant is die laterale buis tot in die klierwyk verleng. Die eienaardige verloop van die mediane buis is reeds beskryf.

'n Groot aantal newebuisies met hul divertikula is reeds teenwoordig by die laterale buise van die 21-dae-embrio, en die klierweefsel is histologies identiek met die 23-dae-embrio wat reeds beskryf is; afgesien van die eienaardigheid dat net die laterale buis aanwesig is (fig. 5). In die gevalle waar die mediane buis wat deur verdeling aan sy distale kant normaalweg oorsprong gee aan die laterale neusklier, nie sy normale verloop het nie, is die laterale neusklier afwesig en die mediane neusklier is aansienlik vergroot.

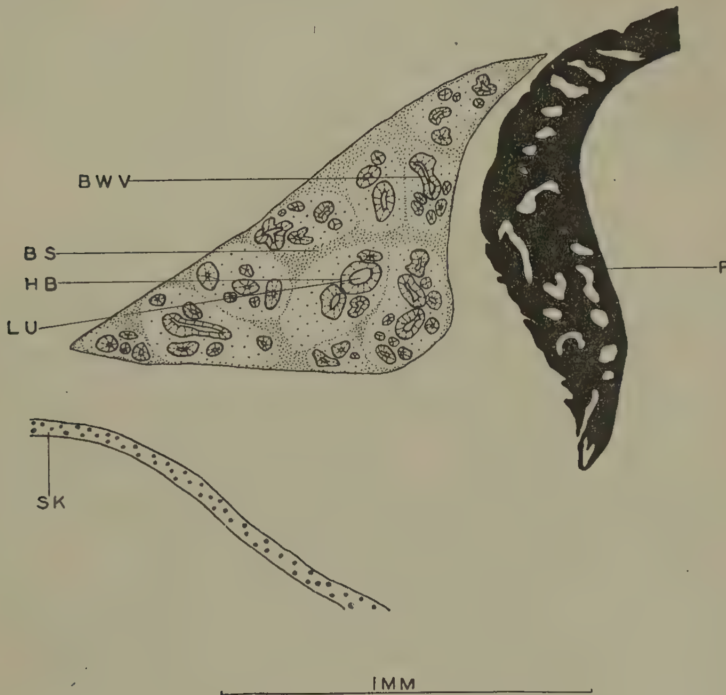


Fig. 5

Dwarssnit deur 'n neusklier by die 21-dae-embrio. Slegs die laterale buis is aanwesig in hierdie wyk en vorm die vergrote mediane neusklier.

Uit die ontogenie blyk dit dat die mediane buis in die vroeë stadia vinniger ontwikkel as die laterale, waarskynlik omdat dit 'n langer pad het om te voltooi voordat dit die klier bereik. Die laterale buis skyn egter van groter filogenetiese belang te wees, aangesien dit by alle stadia aan sy distale kant oorsprong gee aan 'n neusklier. Die teorieë van Ganin (1890) en Mihalkovics (1898) omtrent die homologieë van die orgaan van Jacobson en die mediane buis moet ongetwyfeld verwerp word, aangesien die mediane buis op 'n stadium in die ontogenie verskyn nadat die orgaan van Jacobson reeds verdwyn het. Buitendien ontstaan die buis as 'n soliede uitstulping, terwyl die orgaan as 'n hol uitsakking van die reukepiteel aangelê word.

DEEL II

HISTORIESE OORSIG

Die ontwikkeling van die Chondrocranium van die eend is beskryf deur Sonies (1907) en deur De Beer en Barrington (1934), maar tot dusver is geen aandag gegee aan die vroegste anlages en vroeëre ontwikkeling van die dekbene van die skedel van *Anas* nie.

Aangesien 'n volledige werk oor die anatomie en histologie van die dermale monddakeenhede, asook die meganisme van kinese by hierdie desmognate tipe reeds deur Swart (1946) gedoen is, handel hierdie werk hoofsaaklik oor die res van die dekbene, maar sluit ook 'n beskrywing van die vroegste anlages van die dekbene in die monddak in, omdat Swart nie hierop ingegaan het nie.

EIE ONDERSOEKINGS

Die dekbene in die neuswyk

Hoewel die praemaxillare in die 7½-dae-embrio nog nie verbeen is nie, word hier reeds 'n voorstadium van verbening aangetref, omdat daar twee strokies verdigte blindweefsel heel voor in die snawel, dorsolateraal van die processus praenasalis en aaneensluitend met die cutis, verskyn.

In die 8½-dae-embrio het die genoemde strokies bindweefsel effens ventraalwaarts uitgebrei, en 'n baie geringe mate van beenvorming het plaasgevind. Hierdie verbeningsproses neem geleidelik toe, die praemaxillare sprei ventraalwaarts en na agter, sodat in die 10½-dae-embrio die drie na agter verlopende uitsteeksels, hoewel rudimentêr, reeds waargeneem kan word. Hul is: die pars frontalis ossis praemaxillaris, 'n splinteragtige verlenging dorsaal van die neusseptum in die rigting van die frontale en mediaan van die nasale (fig. 2); die pars alveolaris ossis praemaxillaris, in die ventrolaterale hoek van die snawel, en die pars palatalis ossis praemaxillaris, 'n uitsteeksel wat mediaanwaarts strek in die rigting van die processus praenasalis.

Heel voor in die snawel is die praemaxillare op verskeie plekke deurboor deur huidsensibiliteits-vesels wat versamel en 'n dorsale tak van die ramus medialis nasi vorm, wat ventro-mediaan van die voorste gedeelte van die praemaxillare en na agter verloop, net dorsaal van die pars palatalis ossis praemaxillaris. 'n Ventrale tak van die ramus medialis nasi ontvang vesels vanaf die huid uit die ventrale gedeelte van die snawel en verloop na agter toe net aan die onderkant van die processus praenasalis, om ventraal van die „voorste geleë uitsteeksel" (Swart 1946) met die dorsale tak te verenig.

Die voorste derde van die fenestra narina word dorsaal begrens deur die pars frontalis ossis praemaxillaris en ventraal deur die pars alveolaris ossis praemaxillaris. Ander elemente wat aandeel het aan die benige begrensing van die fenestra narina is: die nasale, wat hoofsaaklik die dorsale, agterste en postero-ventrale gedeelte van die fenestra begrens en die maxillare, wat die middelste ventrale gedeelte uitmaak. Kraakbenig word die fenestra dorsaal begrens deur die tectum nasi en ventraal deur die cupola; en aangesien hierdie twee kraakbenige stukke voor aaneenlopend is, vorm dit ook die voorste grens.

As gevolg van die verdwyning van die processus praenasalis en die verskyning van die fenestra septi nasalis anterior by die ouer stadia (21- en 23-dae-embrio's), is die neussakke nie slegs nié meer mediaan deur kraakbeen van mekaar geskei nie, maar hul open ook in mekaar.

Tot op die 23-dae-stadium geskied daar geen versmelting van die twee praemaxillaria nie; hulle word parig aangelê, en hoewel hul dorso-mediaan styf teen mekaar te lê kom, bly hul altoos van mekaar geskei deur 'n dun lagie skeidende bindweefsel.

By die 7½-dae-embrio verskyn 'n strokie verdigte bindweefsel in die ventrolaterale hoek van die snawel. Dit is die eerste anlage van die maxillare.

In later stadia sprei die maxillare dorsaalwaarts en na vore toe en dra in die 9½-dae-embrio aan sy voorste dorsale punt 'n mediaan gerigte uitsteekseltjie, wat later ontwikkel tot die processus maxillopalatinus ossis maxillaris. 'n Verlenging na agter toe, bekend as die processus zygomaticus ossis maxillaris, bereik in die 9½-dae-embrio die voorpunt van die jugale. By die 10½-dae-embrio kan in die processus zygomaticus ossis maxillaris 'n ventrale en dorsale deel onderskei word. In die volwasse skedel sal laasgenoemde gedeelte deelneem in die vorming van die onderste boog, terwyl die ventrale deel wat vir 'n klein entjie koudaalwaarts verleng word, die agterste grens van die met horingbedekte verhemelte vorm (fig. 10).

Eers in die 10½-dae-embrio groei die praemaxillare ventro-koudaal tot weerskante van die maxillare en vorm dus 'n laterale gedeelte, die pars alveolaris ossis praemaxillaris, en 'n mediane gedeelte, die pars palatalis ossis praemaxillaris. Die dorsale gedeelte van die maxillare gee in die wyk van die uitwendige neusopening 'n laterale uitsteekseltjie af, wat die pars alveolaris ossis praemaxillaris dorsaal bedek, en dit kry dus ook aandeel in die benige begrensing van die fenestra narina. Die pars palatalis ossis praemaxillaris word koudaalwaarts verleng ventraal van die processus maxillopalatinus.

In die 23-dae-embrio waar die cupola agter versmelt is met die voorste geleë uitsteeksel, lê laasgenoemde teenaan die processus maxillopalatinus en is sindesmoties daarmee verbind. Hoewel die processus maxillopalatini in die 16-dae-embrio reeds dig teenmekaar geleë is en deur middel van hegte bindweefsel met mekaar verbind is, is hul verbinding in die 23-dae-embrio nog hegter, omdat hul in die vorm van 'n swaelstert-voeg aan mekaar verbind is.

Die rol wat die „paraseptale 2" by kinese speel, sy funksie as buffer tussen die processus maxillopalatinus en die vomer, en sy herkoms is reeds volledig deur De Villiers (1946) by die *Tinamoe*, en deur Swart (1946) by *Anas* beskryf. In die 9½-dae-embrio van *Anas* is dit nog in 'n voorkraakbenige stadium, maar in die 10½-dae-embrio is dit reeds goed verkraakbeen. In die twee laasgenoemde stadia is sy voorpunt in 'n strook effens verdigte bindweefsel geleë, wat na die kante strek tot onder die neussakke, maar hierdie strook bindweefsel verdwyn spoedig weer. In die onderhawige stadia is die paraseptale 2 ook nog ventro-lateraal van die neusseptum

geleë, terwyl die vomer nog nie in hierdie wyk verskyn nie. Primêr skyn dit asof die paraseptale 2 kontak tussen die processus maxillopalatinus en neusseptum verhoed, want in die 9½-dae-embrio, waar die paraseptale 2 nog nie kraakbenig is nie, strek die processus maxillopalatinus ook nog nie so ver mediaan dat dit kontak met die neusseptum kan maak nie. In die 10½-dae-embrio waar so 'n kontak wel kan voorkom, word so 'n moontlikheid uitgeskakel deurdat die paraseptale 2 tussen hulle ontwikkel het. Bowendien beslaan die paraseptale 2 hier 'n posisie wat lateraal van die vomer sou wees, indien die vomer tot in hierdie wyk verleng was, en dit moes dus ventromediaan gesprei het om in die ouer stadia kontak tussen die processus maxillopalatinus en die vomer te verhoed.

Die eerste anlage van die nassale word dorsolateraal van die kraakbenige neuskapsel net agter die fenestra narina in die 7½-dae-embrio waargeneem.

Na vore gee die nasale in die ouer stadia ventrolateraal van die pars frontalis ossis praemaxillaris 'n splinteragtige verlenging af, die processus praemaxillaris ossis nasalis, wat die borand van die fenestra narina uitmaak. Die pars frontalis ossis praemaxillaris (fig. 2) word in die 23-dae-embrio mediaan van hierdie uitsteeksel van die nasale verleng tot by 'n gleuf tussen die cartilago parietotectalis en die mesetmoïed. Die mesokinetiese buigingslyn is tot die gebied van die gleuf beperk omdat die genoemde twee dekbene hier baie dun is en 'n mate van buiging toelaat, soos reeds deur Swart (1946) aangetoon. Na agter, waar die pars frontalis ossis praemaxillaris eindig, is die dorsale, koudaalwaarts-verlopende gedeelte van die nasale, die processus frontalis, mediaan dig teen sy maat aan die anderkant geleë en deur middel van hegte bindweefsel daarmee verbind. Hierdie gedeelte van die nasale strek na agter toe dorsaal van die frontale tot in die wyk waar die planum antorbitale verdwyn.

By die ouer embrio's lê die ventrale punt van die nasale ventro-lateraal vasgeklem tussen die pars alveolaris ossis praemaxillaris en die maxillare, en die drie bene vorm hier 'n baie hegte naatverbinding.

Ventraal van die voorpunt van die maxilare versamel huidsensibiliteitsvesels om 'n senuweetak te vorm, wat eers ventraal van die pars palatalis ossis praemaxillaris, dan ventraal van die processus maxillopalatinus en verder tussen die palatinum en maxillare na agter toe verloop. Dit is die ramus alveolaris superior, die hooftak van die ramus maxillaris van V. In sy verloop tussen die palatinum en die maxillare ontvang dit nog 'n takkie uit die ventrolaterale hoek van die snawel. Hierdie takkie versamel huidsensibiliteitsvesels, verloop tussen die onderpunt van die pars alveolaris ossis praemixallaris en die maxillare deur, deurboor dan laasgenoemde en sluit dorsaal van die palatinum by die ramus alveolaris superior aan.

Die verdere koudaalwaartse verloop van die reeds genoemde takke van Va met betrekking tot die dekbene verdien hier kortliks verdere bespreking. Saam met die praemaxillare is reeds die voorste gedeelte van die ramus medialis nasi beskryf. Na agter toe verloop hierdie tak nou mediaan van die neussak tot by die voorpunt van die mesetmoïed; dan swaai dit lateraalwaarts en verloop dorsaal van die neussak en ventraal van die mesetmoïed tot by die foramen olfactorium advehens, waar dit met die ramus lateralis nasi gaan verenig. Laasgenoemde ontstaan as 'n versameling van senuweevesels van die dorso-laterale sy van die snawel. Net voor die agterpunt van die fenestra narina swaai dit mediaan- en dorsaalwaarts en verloop lateraal van die dorsale gedeelte van die cartilago parietotectalis, eers mediaan van die nasale en dan mediaan van die lacrimale en koudaalwaarts ventraal van die frontale se voorpunt tot by die foramen olfactorium advehens. By laasgenoemde verdeel die ramus medialis nasi weer in twee dele en by die laterale gedeelte sluit die ramus

lateralis nasi aan, maar net daaragter verenig dit weer met die mediane gedeelte om Va te vorm. Net voor bogenoemde vereniging ontvang die ramus lateralis nasi ook vesels vanaf die glandulae supraorbitales. Koudaalwaarts verloop die ramus profundus dan onder die n. olfactorius deur, word voortgesit lateraal van die interorbitaalseptum en staan in geen verdere intieme verhouding tot die dekbene nie.

Die Lacrimale en Ligamentum Lacrimo-Jugale

Die eerste anlage van die lacrimale is waargeneem in die 6½-dae-embrio. Dit verskyn as 'n plaatjie bindweefsel waarin verbening pas begin intree het (fig. 6). Die been is geleë aan die voorste ventrale hoek van die orbit, mediaan van die ductus nasolacrimalis en lateraal van die nog rudimentêre „maxilloturbinale" (De Beer 1937).

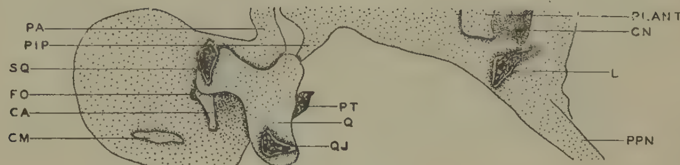


Fig. 6

Laterale rekonstruksie van 'n gedeelte van die osteocranium en chondrocranium van die 6½-dae-embrio om die vroegste anlages van party van die dekbene aan te toon.

Die lacrimale ontwikkel vinnig in vergelyking met die ander dekbene en is in die 7½-dae-embrio reeds prominent. Nie alleen het dit aansienlik toegeneem in dikte nie, maar dit het ook dorsaalwaarts en na vorentoe opmerklik uitgebrei. Dit bedek 'n gedeelte van die kraakbenige neuskapsel in die wyk van die concha nasalis en is dorsaal splinteragtig verleng tot ventro-mediaan van die processus frontalis ossis nasalis waarmee dit reeds bindweefselig verbind is. Lateraal, teenoor die ductus naso-lacrimalis, vertoon die lacrimale 'n konkawe vlak waarin die buis verloop.

By die 21-dae-embrio (fig. 7) het die voorste dorsale uitsteeksel 'n verdere toename in lengte en dikte ondergaan en vorm die dorsale, benige grens van die foramen antorbitale. Dit is oor sy hele lengte sindesmoties baie stewig met die processus frontalis ossis nasalis verbind. 'n Dorsale, koudaalwaarts gerigte uitsteeksel van die lacrimale word bokant die oog en lateraal van die nasale en frontale na agter toe verleng en is sindesmoties baie stewig met laasgenoemde twee bene verbind. Die lacrimale vorm ook die voorste benige grens van die orbit, maar sy ventrale punt bereik nie die jugale nie en verloop onderkant die oog 'n klein entjie na agter toe.

By *Anas* word die lacrimale nooit deurboor deur die ductus naso-lacrimalis nie maar laasgenoemde verloop altyd ekstern daarvan (fig. 7).

Oor die homologie van die been, hierbo lacrimale genoem, bestaan daar nog aansienlike meningsverskil. Dit is by voëls deurgaans in die voorste, dorsale hoek van die orbit geleë en kan om die rede homoloog wees met, òf die praefrontale, òf die lacrimale.

'n Samevattende werk oor laasgenoemde twee bene by die verskillende werweldierklasse is in 1920 deur W. K. Gregory gedoen. Sy bespreking oor die lacrimale

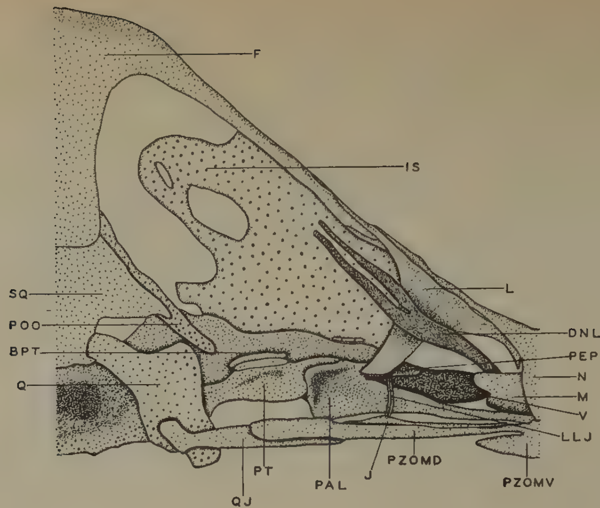


Fig. 7

Laterale rekonstruksie van party van die dekbene van die 21-dae-embrio.

(praefrontale) van voëls is egter baie kort, en sy gevolgtrekkings berus hoofsaaklik op die vroeëre werke van ander navorsers, soos blyk uit die volgende: „Nevertheless, in early stages of development, this bone, in Struthios and other birds, has more the appearance of a true reptilian prefrontal, as shown in figures by W. K. Parker (1869), T. J. Parker (1891) and Pycraft (1900). I, therefore, provisionally identify it as prefrontal rather than as lacrymal or as supraorbital."

Die hierbogemelde afleiding van Gregory is myns insiens nie baie oortuigend nie. Weliswaar is die topografiese verhouding van die been met betrekking tot die dekbene wat dorsaal van hom geleë is, die frontale en nasale, die van 'n praefrontale van reptiele, maar daar is ander en myns insiens meer oortuigende bewyse aan te voer waarom die been homoloog met die lacrimale van soogdiere of die „ventrale been" van reptiele is. Gregory self skyn nie blind te wees vir hierdie ooreenkoms nie, want hy skryf: „In the whole class of birds the prefrontal is enlarged and simulates a mammalian lacrymal, since it transmits the lacrymal duct and is located at the anterosuperior quarter of the orbit." Hoewel die ductus naso-lacrimalis by Anas nie die lacrimale deurboor nie, is dit in 'n groef lateraal daarvan geleë. By baie ander voëls, waaronder al die *Palaeognathae* volgens Pycraft (1900), word die lacrimale wel deurboor deur die buis, en dieselfde geld vir krokodille en soogdiere. Te oordeel na die figure in „The origin of Birds" (Heilmann, 1926) is die topografie van die lacrimale by *Anas* ten opsigte van die foramen antorbitale dieselfde as dié by *Euparkeria*, *Archaeornis* en seker fossiele reptiele. Die lacrimale vorm ook by *Anas* die dorsale en agterste grens van die foramen antorbitale soos by bogenoemde skedels.

Bowendien raak die lacrimale by al die *Palaeognathae* (Pycraft 1900) en by pikkewyne (eie ondersoeking) ventraal aan die jugale, 'n kenmerk wat meer eie is

aan 'n lacrimale as aan 'n praefrontale, hoewel by vroeëre *Amphibia* volgens Gregory, die praefrontale kontigu was met die jugale.

Die oortuigendste bewys lê egter in die topografie van die anlages van die lacrimale soos beskryf by die 6½-dae-embrio, waar die been ventraal aangelê word en sekondêr dorsaalwaarts sprei om die topografie van 'n praefrontale by die volwasse stadia te simuleer. 'n Praefrontale sou verwag word om 'n meer dorsale ontstaan te hê.

Blykbaar is die aanneemlikste verklaring dié, dat die praefrontale met die lacrimale versmelt het; maar dit sal alleen gestaaf kan word deur te bewys dat die lacrimale uit twee verbeningsentra ontstaan. Dit is egter moontlik dat hierdie versmelting so vroeg in die filogenie van die voëls plaasgevind het, dat dit nie meer in die ontogenie herhaal word nie.

Die ligamentum lacrimo-jugale (fig. 7) is 'n sening wat, soos die naam aandui, tussen die ventromediane hoek van die lacrimale en die jugale strek. Soos uit die ontogenese blyk, het hierdie ligament 'n baie interessante oorsprong.

By die 16-dae-embrio is daar aan die dorsomediane hoek van die processus lacrimo-nasalis ossis lacrimalis 'n klontjie kraakbeen geleë, wat deur middel van hegte bindweefsel beide aan die lacrimale en die cartilago parietotectalis geheg is. Vanaf hierdie klontjie strek daar na die jugale 'n ligament, wat 'n karakteristieke vou vertoon net bokant die plek waar dit aan die jugale geheg is. Hierdie ligament is sindesmoties met beide die lacrimale en cartilago parietotectalis verbind en verloop apikaalwaarts voor en koudaalwaarts lateraal van die orbitaalsinus.

Interessant is die feit dat die ligament 'n kraakbeen vervang. By die 10½-dae-embrio is daar vanaf en aaneenlopend met die genoemde klontjie 'n strook kraakbeen wat in die rigting van die jugale strek; dit reik nie tot teenaan die jugale nie, maar word deur middel van hegte bindweefsel, wat 'n soortgelyke vou vertoon as bo vir die ligament beskryf, aan die jugale geheg. In die 9½-dae-embrio is nog net die onderhawige klontjie kraakbeen aanwesig; die strook self is nog in 'n voorkraakbenige stadium, terwyl dit in die 8½-dae-embrio slegs sigbaar is as 'n effens verdigte bindweefselstrook wat aan die kant van die jugale meer verdig is en smaller vertoon.

Meer lig word op die oorsprong van die klontjie kraakbeen gewerp in die 7½-dae-embrio. Aan die ventrale kant van die planum antorbitale is daar 'n uitsteekseltjie wat mediaanwaarts gerig en geleë is aan die dorsale kant van die genoemde strook verdigte bindweefsel. Die kerne van hierdie kraakbeen-uitsteekseltjie is konsentries gerangskik presies net soos die kerne in die klontjie kraakbeen. Omdat die klontjie nie hier aanwesig is nie en die genoemde uitsteekseltjie sy plaas as't ware inneem, lê dit voor die hand dat die kraakbeentjie 'n derivaat van die planum antorbitale is. Die ondersoekte materiaal werp egter nie lig op die oorsprong van die orige strook kraakbeen nie, maar bes moontlik is dit ook afkomstig van die planum antorbitale.

Uit die aard van sy topografie en aanhegtings blyk dit dat bogenoemde ligament 'n belangrike funksie vervul by kinese; dit help naamlik om die beweging na vore 'n antero-dorsale te maak, deurdat dit die jugale en dus ook die onderste boog optrek, wanneer laasgenoemde na vore toe beweeg, en ten gevolge hiervan moet die aanhegtings dus baie heg wees. Watter funksie die klontjie het, is onduidelik.

Bogenoemde strukture kan moontlik gehomologiseer word met 'n deel van die „Lateral ethmoids" (W. K. Parker, 1872) of „Parethmoids" (T. J. Parker, 1893) wat ontwikkel in die lamina orbitonasalis van visse.

Die verbenings van strukture wat uit die planum antorbitale by voëls ontstaan, word deur De Beer (1937) nie as homoloog beskou met soortgelyke strukture by visse

nie. Hy skryf, „The lamina orbitonasalis does not appear to ossify in amphibia or in reptiles, but in some birds there arises in it an important bone which forms the front wall of the orbit. Since it would seem that this bone has been independently evolved within the class Aves and has not been inherited directly from the fish it should not be called the lateral ethmoid. Perhaps the term ectethmoid may be restricted to mean the ossification in birds, without increasing the nomenclature. In many birds there is a bone, the lacrymopalatine ossicle, or uncinate bone, extending from the ectethmoid to the jugal or the palatine. It appears to be a portion of the ectethmoid segmented off but requires further study."

Pycraft (1900) vind hierdie been by *Rhea* en *Struthiones*. Van *Rhea* skryf hy: „The lachrymo-nasal process (of the lachrymal) stops short of the quadrato-jugal bar and is connected therewith by a large subquadrate ossiculum lachrymo-palatinum. Internally the last eventually fuses with the antorbital plate." By *Struthiones* is die been mediaan van die lacrimale geleë: „The lachrymo-nasal process is continued downwards as a sigmoidally curved rod to terminate on the inner side of the quadrato-ugal bar. On the inner side of this extremity of the lachrymal there lies a subcylindrical ossiculum lachrymopalatinum articulating mesially, in very old specimens with the antorbital plate."

Ons het by hierdie palaeognathae dus blykbaar te doen met 'n vrygeworde verbeende gedeelte van die planum antorbitale, en dit is myns insiens glad nie onwaarskynlik dat die bogenoemde kraakbenige strukture by *Anas* homoloog is hiermee nie, maar dat hul, in plaas van te verbeen, in 'n ligament verval om behulpsaam te wees by die kinese, soos reeds beskryf. Bowendien word by akkedisse en *Anura* (De Beer, 1937) 'n soortgelyke struktuur aangetref, wat kraakbenig behoue bly en bekend is as die processus maxillaris posterior.

Die komponente van die onderste boog

'n Bindweefselige stadium van die Jugale is waar te neem in die 6½-dae-embrio (fig. 6). Hier word die agterpunt van die jugale vir 'n klein entjie na agter toe verleng lateraal van die quadratojugale se voorpunt, en die twee bene is reeds sindesmoties met mekaar verbind. Die voorpunt van die jugale lê nog vry omdat die maxillare nog nie tot ontwikkeling gekom het nie.

By die 7½-dae-embrio vind reeds 'n swak verbening van die jugale plaas, en by die 8½-dae-embrio is dit baie meer uitgesproke. Hier het die processus zygomaticus van die maxillare reeds so ver na agter toe gegroei, dat dit die jugale bereik en sindesmoties daarmee verbind word. Hierdie verlenging van die processus zygomaticus word versterk in die ouer stadia, en 'n soortgelyke verlenging van die quadratojugale kom ook voor. Eindelik, by die 16-dae-embrio, bereik die twee uitgroeisels mekaar, word vir nog 'n ent teenoor mekaar verleng en sindesmoties baie stewig verbind. Hierdie oorgroeiingsproses het waarskynlik plaasgevind om stewigheid aan die onderste boog te verleen.

Behalwe deur die drieledige samestelling van die onderste boog word stewigheid ook nog deur ander omstandighede bewerkstellig. Die quadratojugale verskyn na agter toe in dwarssnit driehoekig en is van baie groter omvang as die na vore toe verlengde gedeelte. Die middelste gedeelte van die boog, wat omtrent drie-vyfdes van sy lengte beslaan, is vertikaal afgeplat omdat sy drie komponente wat in hegte naatverbinding met mekaar is, vertikale afplatting vertoon; hierdie drie bene vorm 'n baie hegte naatverbinding met mekaar: die voorste gedeelte van die boog verkry

stewigheid daardeur dat die processus zygomaticus baie verbreed, vir 'n ent na agter ventraal gestut word deur die uitsteeksel van die maxillare, en dorsaal met die breë palatinum baie stewig verbind is.

Die jugale vertoon dorsaal nog 'n baie rudimentêre uitsteekseltjie op die plek waar die ligamentum lacrimo-jugale daaraan heg (fig. 7). Dit is waarskynlik die persisterende uitsteeksel wat by die Jura-voëls (Heilmann, 1926) so prominent is en waaraan die lacrimale geheg word.

By die 23-dae-embrio is die quadratojugale na vore toe verleng mediaan van die jugale tot net voor die ligament se aanhegtingsplek. Na agter strek die jugale dorsaal van die ander twee bene tot 'n punt ongeveer in 'n lyn met die voorpunt van die basipterigoïedgewrig, en die processus zygomaticus ossis maxillaris bereik lateraal van die quadratojugale 'n punt ongeveer in 'n lyn met die agterpunt van die basipterigoïedgewrig.

Die eerste anlage van die quadratojugale word by die 6½-dae-embrio waargeneem lateraal van die pars articularis cartilaginis quadratae (fig. 6) en baie heg deur middel van bindweefsel daarmee verbind. Nog slegs die gedeelte van die quadratojugale wat hierteen geleë is, vertoon verbening, terwyl die gedeelte wat in die rigting van die jugale staafvorming verleng word, uit bindweefsel bestaan, waarvan die kerne ovaal en dig teen mekaar geleë is.

Ventraal word die koudale gedeelte van die quadratojugale in die ouer stadia gestut deur 'n laterale uitgroeisel van die quadratum, wat ook meehelp om by kinese die beweging 'n antero-dorsale te maak. Die artikulasievlak van die quadratojugale vir die quadratum, bevat by die 21-dae-embrio en ouer embrio's 'n repie sekondêre kraakbeen.

Wat sy anlages betref, vertoon die quadratojugale histologies 'n baie groot ooreenkoms met die quadratomaxillare van *Anura* soos blyk uit die volgende beskrywing van die onderhawige been by *Rana* (Gaupp, 1894): „Schon bei recht jungen Larven von Rana fusca (15 mm. lang) erstreckt sich ein Bandzug, in den reichlich lang-spindelförmige Kerne eingestreut sind, von der Pars articularis Quadrati nach vorn innen zur vorderen äusseren Ecke des Trabekelhornes, somit die Kaumuskulatur von auszen umgürtend." Mörfologies is hul egter heel verskillend, aangesien by die *Anura* die quadratomaxillare in so 'n intieme verhouding met die quodratum staan dat sy verbening in die perichondrium daarvan voortgesit word, terwyl hul by *Anas* slegs deur middel van hegte bindweefsel met mekaar verbind is en 'n gewrig vorm.

Soos bo vermeld, is in die volwasse vorm die klein jugale dorsaal van die langs mekaar liggende ente van die quadratojugale geleë soos reeds deur Halmann (1837) en Gaupp (1894) aangetoon; laasgenoemde het die ontstaan van die verhouding van die drie genoemde bene by voëls as volg geïnterpreteer: „Auch bei den meisten Vögeln erreicht das „Quadratojugale" den Oberkiefer, und das Jugale schiebt sich nicht zwischen beide ein, sondern legt sich nur über beide und ihre Verbindungsstelle hinüber". Soos die ontogenie van *Anas* aantoon, is dit egter nie die geval dat die jugale nie tussen die quadratojugale en maxillare inskuif nie, maar dat hierdie verhouding net in die jong stadiums bestaan. By 'n 8½-dae-embrio neem die jugale nog 'n intermediêre posisie tussen die quadratojugale en maxillare in, en eers gedurende die latere ontogenie groei laasgenoemde bene na mekaar toe, sodat die jugale dorsaal van hulle geleë is.

Die volwasse anatomiese verhoudings van die komponente van die onderste boog by voëls is dus blykbaar 'n sekondêre toestand.

Die Squamosum

Die eerste anlage van die squamosum word in die 6½-dae-embrio aangetref (fige. 6 en 8) in die vorm van 'n repie verdigte, baie swak verkalkte bindweefsel kontinu met die cutis en lateraal van die processus oticus en vena capitis lateralis. Die squamosum is in hierdie stadium sindesmoties alleenlik met die quadratum verbind. Dit verbreed egter vinnig en bedek reeds by die 7½-dae-embrio gedeeltes van die kant van die agterste orbitaalkraakbeen en oorkapsel waaraan dit deur middel van digte bindweefsel geheg word. Met die groei van die brein het die squamosum, net agter die postorbitaalkraakbeen, aandeel aan die vorming van die benige breinkapsel gekry; by die 10½-dae-embrio is dit reeds die geval.

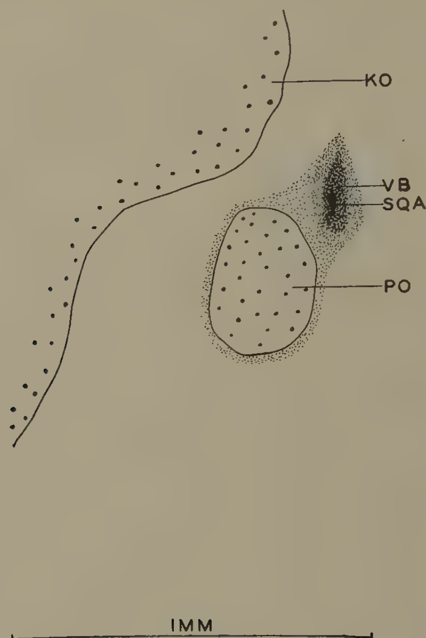


Fig. 8

Dwarssnit deur die anlages van die squamosum by die 6½-dae-embrio.

Die processus oticus van die pars quadrata palatoquadrati artikuleer dorsaal met die squamosum en mediaan en agter met die oorkapsel; soos reeds in sy anlage, bedek die squamosum hierdie uitsteeksel van die pars quadrata palatoquadrati lateraal. Aan daardie vlak van die squamosum waarmee die quadratum artikuleer, is daar 'n strokie sekondêre kraakbeen aan die artikulasievlak van die squamosum.

'n Vorentoe gerigte uitsteeksel van die squamosum word lateraal van die postorbitaaluitsteeksel van die agterste orbitaalkraakbeen ventro-lateraal van die oog na vorentoe verleng (fig. 7). Voor en dorsaal is die squamosum by die ouer embrio's

in intieme naatverbinding met die frontale. Koudaalwaarts word die voorpunt van die pariëtale mediaan van die dorsale gedeelte van die squamosum 'n klein entjie na vorentoe verleng en grens dan aan die voorste dorsale rand van die squamosum; dit maak deel uit van die skedelwand tussen die squamosum en frontale.

Die jaar 1894, toe die werk van Gaupp, „Zur vergleichenden Anatomie der Schläfengegend am knöchernen Wirbeltierschädel" gepubliseer is, het 'n periode van onsekerheid aangaande die homologieë van die dekbene in die temporaalwyk van die werweldierskedel ingelei. In genoemde werk neem Gaupp Parker se definisie (vir soogdiere) aan as sou die squamosum 'n op die oorkapsel ontstane dekbeen wees, en baseer hierop sy homologieë vir die dekbene in die temporaalwyk van alle werweldiere. Hy definieer die squamosum soos volg: „Belegknochen des äuszeren Ohrkapsel-Umfanges, über die Anlagerungsstelle des Unterkiefer-Suspensoriums". In hierdie werk bespreek Gaupp 'n tweede temporaalbeen wat lateraal van die quadratum ontstaan en by *Urodela*, *Anura*, „*Saurier*", *Crocodelia* en *Chalonia* voorkom. Hy noem hierdie been „Paraquadratum" en definieer dit as: „Belegknochen auf der Auszenseite des Quadratums." Hierdie been sou dan nie met die squamosum van soogdiere en die ander werweldiergroepe hierbo genoem, homoloog wees nie.

In 'n werk van Gaupp wat in die jaar 1900 verskyn het, gee hy spesiale aandag aan die twee temporaalbene wat by akkedisse voorkom. Die buitenste been wat die boonste artikulasievlak van die quadratum bedek, noem hy 'n paraquadratum en die binneste wat tussen die paraquadratum en pariëtale geleë is en die oorkapsel en processus paroticus lateraal bedek, noem hy 'n squamosum. Latere navorsers is egter oortuig daarvan dat hierdie been nie 'n squamosum is nie. Volgens Thyng (1906) en sy navolgers is dit 'n supratemporale, terwyl Williston en Broom (1932) dit weer 'n tabulare noem.

'n Ander skool van denkers waaronder Huxley, Williston en Broom was die mening toegedaan dat die temporaalbeen wat deur Gaupp 'n „paraquadratum" genoem word, homoloog is met die soogdier-squamosum. Hierdie standpunt is in 1906 volledig uiteengesit deur Thyng in 'n werk; „The Squamosal Bone in Tetrapodous Vertebrata". Hy het die ontstaan van die squamosum by die soogdiere (die vark) nagegaan en gevind dat dit in sy eerste anlages deur middel van digte bindweefsel verbind is met die incus (quadratum); „The development of the mammalian squamosal shows it to be membrane bone which overlies the otic capsule and is at first intimately connected with the incus (quadrate) by a dense and fibrous stroma".

Volgens Thyng is Parker se definisie vir 'n squamosum as 'n dekbeen wat op die oorkapsel ontstaan, dus verkeerd en daarvolgens ook Gaupp se homologieë.

Sommige navorsers waaronder ook de Villiers (1939) in „Ueber den Schädel des Südafrikanischen schlangenartigen Sciniciden Acontias meleagris" volg nog die Gaupp-nomenklatuur deur die gebruik van paraquadratum vir die „buitebeen" en squamosum vir die „binnebeen", omdat geen nuwere navorsing gedoen is om die gevolgtrekkings van Thyng te staaf nie.

By voëls is daar net een been in die temporaalwyk. Met die uitsondering van Lakjer (1926) wat dit 'n supratemporale noem, word dit deur beide die Gaupp- en Huxleyskole 'n squamosum genoem. Volgens eersgenoemde sou dit dan 'n dekbeen wees wat op die oorkapsel ontstaan.

Brock het die histologiese en topografiese verhoudings van die been in haar werk; „The Temporal Bones in Lizards, Birds and Mammal" (1935) by die pikkewyne,

volstruis en hoender nagegaan en tot die slotsom gekom dat hierdie been homoloog is met die „buitebeen" van akkedisse of paraquadratum van Gaupp.

Uit die ontogenie van Anas blyk dit dat die squamosum by voëls 'n been is wat primêr lateraal van die dorsale gedeelte van die quadratum aangelê word en sekondêr dorsaalwaarts uitgebrei het om deel van die breinkapsel te vorm en die oorkapsel lateraalwaarts te dek. Dit bewys dus onteenseglik dat hierdie temporaalbeen homoloog is met die „buitebeen" van akkedisse of squamosum volgens die Huxley-skool, en bevestig die mening van Brock.

Die Vomers

Uit 'n verdigte bindweefselstrook wat by die 9½-dae-embrio ventraal van die interorbitaalseptum geleë is, is in die 10½-dae-embrio die eerste verbening van die vomers waarneembaar. Die voorpunt van die vomers is in hierdie stadium geleë in die wyk waar die neussakke voor met die mondholte deur middel van die choanespleet verbinding begin kry. Na vore is hul reeds volkome versmelt met mekaar en staafvormig; maar in die wyk van die processus ethmopalatini is hul in 'n dwarssnit V-vormig, terwyl nog verder koudaalwaarts die twee arms van die V nie eens ventraal verenig is nie. Hierdie gesplete toestand verdwyn egter spoedig by ouer embrio's waar die twee arms mediaan volkome met mekaar versmelt. Die jonger stadia lewer dus bewys van die parige oorsprong van die vomers.

By die 23-dae-embrio is die versmelte vomers dorsaal van die processus maxillopalatini splinteragtig na vore verleng. Die vomers het egter, soos deur Swart (1946) aangetoon, nooit kontak daarmee nie, want heel voor bly hul daarvan geskei deur bindweefsel terwyl koudaalwaarts paraseptalia 2 tussen hulle lê. Hoe die vomers van die parasfenoïed geskei word deur die processus ethmopalatini wat sindesmoties met die vomers en dorsaal met mekaar verbind is, is ook reeds volledig deur Swart in dieselfde werk behandel. Daar kan net bygevoeg word dat die vomers in hierdie wyk 'n baie dun splinter vorm en geen teken meer van parigheid toon nie.

Die Palatinum en Pterigoïed

Spore van hierdie bene word reeds in die 6½-dae-embrio waargeneem (fig. 6). Die palatinum is nog bindweefselig, en hierdie bindweefselstrook is so intiem verbind met die anlage van die pterigoïed dat 'n grens tussen die twee nie vasstelbaar is nie. Die pterigoïed vertoon reeds swak verbening waar dit teen die processus pterygoideus pars quadrata palatoquadrati stoot. Die eintlike beenskilfervormingsproses neem eers in die 7½-dae-embrio 'n aanvang. Sy voorpunt is in hierdie stadium net dorsomediaan van die nog rudimentêre maxillare in die ventro-laterale hoek van die snawel geleë.

Die processus ethmopalatinus van die palatinum is in die 8½- en 9½-dae-embrio's waarneembaar as 'n kolletjie verdigte bindweefsel ventraal van die neusseptum, maar kalk-deponering geskied eers in die 10½-dae-embrio waar die vomers ook reeds verbeen is. Die rol wat die palatina met hul processus ethmopalatini in die ontogenie speel om kontak tussen die vomers en pterigoïede te verhoed, is reeds volledig deur Swart (1946) beskryf. Koudaalwaarts, waar die processus ethmopalatinus uit die palatinum spruit, word dit van die rostrum geskei deur 'n splinteragtige verlenging van die pterigoïed wat in 'n dorsale groef van die palatinum geleë is, met 'n sinoviaalholte tussen die pterigoïed en die rostrum. Na vorentoe word die processus ethmopalatini van die rostrum geskei deur los bindweefsel.

Tussen die pterigoïed en palatinum is daar 'n skarniergewrig, terwyl tussen die pterigoïed en quadratum 'n bal- en potjiesgewrig voorkom met 'n sinoviaalholte en 'n repie sekondêre kraakbeen wat by die pterigoïed aan sy artikulasievlak ingelyf is. Die mediaan na vore gerigte uitsteekseltjie van die quadratum word heeltemal oorsskudu deur die processus orbitalis wat dorsaal hiervan na vore verleng is.

Pycraft (1900) beweer dat die voorste ent van die pterigoïed afbreek op 'n plek ooreenstemmend met die agterpunt van die palatinum en dan met laasgenoemde versmelt: hy noem hierdie voorste gedeelte dan 'n „hemipterygoid", („mesopterygoid" van Parker, 1862). So 'n onderbreking is egter in geeneen van die ondersoekte embrionale stadia van *Anas* waargeneem nie. Die pterigoïed gee wel 'n kort uitsteekseltjie dorsaal van die agterpunt van die palatinum na vore toe, maar dit bly in die volwasse skedel as deel van die pterigoïed behoue en is taamlik rudimentêr (Fig. 9).

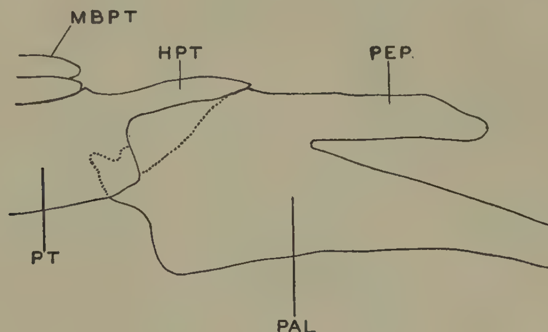


Fig. 9

Laterale rekonstruksie van die voorpunt van die pterigoïed en die agterpunt van palatinum by die 21-dae-embrio.

Anatomiese toestande by die 21- en 23-dae-embrio's is die volgende: Die voorpunt van die palatinum is horisontaal afgeplat en lê heel voor vasgeklem tussen die pars palatalis ossis praemaxillaris ventraal en die maxillare dorsaal. Agter waar die pars palatalis ossis praemaxillaris verdwyn, word die palatinum van dorsaal, lateraal en ventraal hoefystervormig omring deur die maxillare en verkeer in hegte sindesmotiese verbinding daarmee. 'n Entjie na agtertoe is die palatinum mediaanwaarts verbreed en vorm saam met die processus maxillopalatinus die effens konwekse verhemeltedak waarop die horinglaag ontwikkel. In dwarssnit is die middelste gedeelte van die palatinum effens driehoekig terwyl sy agterste gedeelte 'n vertikale afplatting vertoon. Die r.maxillaris van V wat net dorsaal van die palatinum verloop, ontvang nog senuweefsels wat om die medianepunt van die palatinum verloop en na die huid aan die ventrale kant van die snawel gaan. Na agter toe verloop die ramus maxillaris deur die preorbitaalopening en is, afgesien van 'n mediane gedeelte, geheel omring deur die orbitaalsinus. Die pterigoïed is in dwarssnitte grotendeels driehoekig en artikuleer naby sy voorpunt met die versmelte trabekels; 'n bespreking oor hierdie gewrig volg later. Na agter toe waar dit met die

quadratum artikuleer, is die been meer vierkantig, amper rond in dwarssnit en bevat 'n repie sekondêre kraakbeen in sy gewrigsvlak vir die quadratum.

Die parasfenoïed

Die parasfenoïed ontstaan uit drie verbeningsenters: 'n rostrumgedeelte wat ventraal van die interorbitaalseptum aangelê word en twee basitemporalia wat die vlerkgedeeltes van die parasfenoïed vorm en parig ventraal van die parachordalia aangelê word.

By die 9½-dae-embrio is die basitemporaalgedeeltes nog onverbeen en verskyn as twee repies verdigte bindweefsel aan weerskante, ventraal van die parachordalia in die wyk van die oorkapsels. Hul vertoon swak beenskilfervorming in die 10½-dae-embrio maar is nog nie met mekaar of met die rostrumgedeelte verenig nie. Laasgenoemde is ook in hierdie stadium nog maar swak verbeen, en sy voorpunt strek na vore toe tot in die wyk waar die pterigoïed met die palatinum artikuleer, hoewel dit nog duidelik van die interorbitaalseptum deur 'n dun lagie skeidende bindweefsel geskei word. Agter die basipterigoïedgewrig is die parasfenoïed baie sterker verbeen. Die interorbitaalseptum is nog onverbeen.

Teen die agterend van die planum antorbitale verskyn die voorpunt van die parasfenoïed ventraal van die interorbitaalseptum (16-dae-embrio). Voor die basipterigoïedgewrig is dit nog duidelik geskei van die interorbitaalseptum deur die perichondrium maar daaragter word die interorbitaalseptum se ventralevlak geïnvaheer deur die parasfenoïed. Hierdie topografiese verhouding word ook gehandhaaf in die voorste gedeelte van die skedelbasis. Die versmelte verbenings van die basisfenoïed en die parasfenoïed strek koudaalwaarts tot dorsaal van die voorpunte van die basitemporalia, maar is nog nie daarmee versmelt nie; ook laasgenoemdes het nog nie met mekaar verenig nie.

By die 21- en 23-dae-embrio's is die parasfenoïed dorsaal van die vomers en processus ethmopalatini splinteragtig na vore toe verleng, maar bly van die processus ethmopalatini geskei deur 'n lagie baie yl bindweefsel. Koudaalwaarts, maar nog voor die basipterigoïedgewrig omhul die parasfenoïed die ventrale gedeelte van die interorbitaalseptum V-vormig, maar is nie daarmee versmelt nie. Net dorsaal van en teenaan die twee arms van die parasfenoïed is daar twee ronde stafies kraakbeen wat vir 'n kort entjie na agter toe verloop (fig. 7, X). Hul het geen verbinding met ander kraakbenige elemente nie maar word omhul deur die ligament, wat weerskante van die interorbitaalseptum verloop en die dorsale en ventrale helftes van die septum verbind waar laasgenoemde onderbreek is. Ek kon nòg die funksie nòg die ontogenese van hierdie kraakbeentjies vasstel, want in die 16-dae-embrio is daar geen aanduiding van hulle nie. Soos reeds by die 16-dae-embrio vermeld, is die parasfenoïed van die agterpunt van die basipterigoïedgewrig na agter toe volkome versmelt met die verenigde trabekels en word die verbeningsproses na hul oorgedra. Afgesien van die agterste gedeeltes van die basitemporalia wat nog van mekaar geskei is deur 'n lagie bindweefsel, is die versmelting van die verskillende dele van die parasfenoïed met mekaar en met die skedelbasis nou 'n voldonge feit, want na vore toe is die rostrum al versmelt met die basisfenoïed. Die voorste gedeeltes van die basitemporalia is ook al verenig.

Vesels van die ramus palatinus versamel lateraal van die voorpunt van die parasfenoïed, en verloop na agter toe lateraal van die gewrig tussen die palatinum en pterigoïed. Hier ontvang die ramus palatinus nog vesels wat ventraal van die agterste

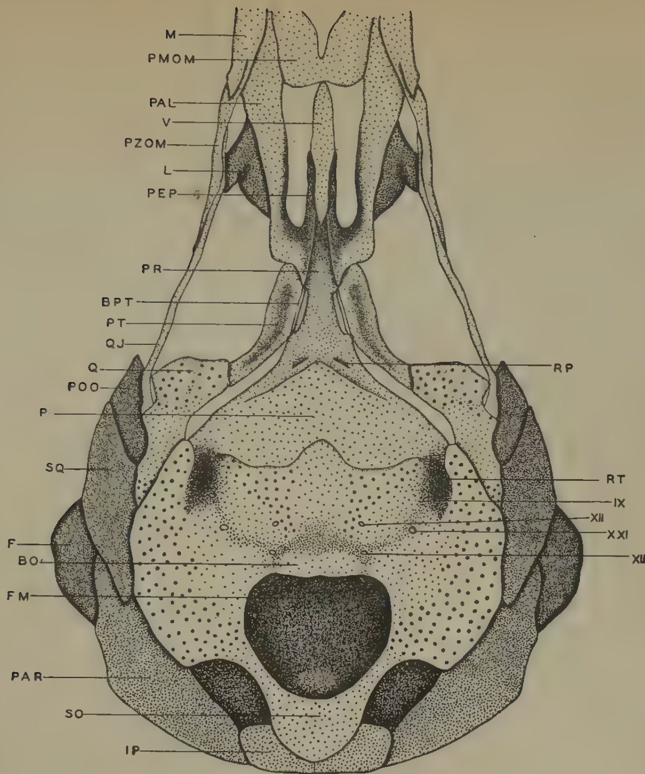


Fig. 10

Ventrale rekonstruksie van die dekbene by die 21-dae-embrio.

uitsteeksel van die palatinum verloop en lê dan mediaan van die basipterigoïedgewrig. Na 'n verdere verloop ventraal van die parasfenoïed en lateraal van die buise van Eustachius na agter toe, deurboor dit die parasfenoïed (fig. 10) en lê daar in 'n parabasaalkanaal waarin ook die a. carotis interna verloop.

Lateraal van die agterste grens van die parasfenoïed is die voorpunt van die recessus tympanicus geleë (fig. 10), waarin die a. carotis interna, en die foramina vir die glossopharyngeus en vagus open. Net ventraal hiervan is die ganglion cervicale supremum en ganglion petrosum geleë.

Die Basiptergoïedgewrig

Met die ondersoeking na die ontogenese van die parasfenoïed is ook aandag aan die anlage van die meniscuskraakbene in die basipterigoïedgewrig gegee.

By die 10½-dae-embrio is die parasfenodale rostrum nog baie swak verbeen, terwyl die menisci nog voorkraakbenig is. Die interorbitaalseptum het nog geen

verbening ondergaan nie, en sy ventrale vlak is horisontaal afgeplat. Onmiddellik agter die basipterigoïedgewrig dra dit aan sy ventro-laterale hoeke 'n kraakbenige uitsteekseltjie wat ventro-lateraal van die parasfenoïed geleë is en ten opsigte van die parasfenoïed en interorbitaalseptum dieselfde topografie het as die menisci. Word hierdie uitsteekseltjies na vore vervolg, dan blyk dit dat aan hulle voorpunte 'n kol verdigte bindweefsel voorkom, kontinu met die meniscuskraakbeentjies. Dit lê dus voor die hand dat die menisci in dieselfde blasteemstrook as genoemde uitsteekseltjies verkraakbeen en afkomstig is van die interorbitaalseptum, te meer daar toestande in die 9½-dae-embrio hierdie gevolgtrekking steun.

In laasgenoemde stadium is die rostrum nog onverbeen, terwyl die menisci nog nie eens verkraakbeen het nie. In die gebied waar hul aangelê word, kom daar nog net kolle baie swak verdigte bindweefsel voor. Die kerne van die lagie perichondrium wat die interorbitaalseptum omring, is duidelik en dig gepak sodat die grense van die septum skerp vertoon, behalwe in die ventrolaterale hoeke waar die kraakbeen sonder 'n duidelike grens oorgaan in bogenoemde kolle verdigte bindweefsel, 'n gedeelte waarvan dan ook die anlages moet voorstel van die uitsteekseltjies, wat in die 10½-dae-embrio verskyn en in die 16-dae-embrio reeds weer verdwyn het.

Die Frontale, Pariëtale en Interpariëtale

Ten gevolge van die grootte van die brein en die feit dat bogenoemde drie bene in hoofsaak verantwoordelik is vir die vorming van die breinkapsel, word hul ontwikkeling baie vertraag.

Die frontale tree vir die eerste keer te voorskyn in die 9½-dae-embrio as 'n plaat verdigte, baie swak verkalkte bindweefsel aan die dorso-laterale kant van die interorbitaalseptum; dit gaan na agter toe oor in 'n dun plaat verdigte bindweefsel wat die dorso-laterale gedeelte van die brein dek. Dorso-lateraal van die oorkapsel en net agter die squamosum is ook die eerste anlages van die pariëtale waar te neem.

Ontwikkeling van hierdie bene vind baie langsaam plaas. By die 10½-dae-embrio is die frontale splinteragtig na vorentoe verleng tot ventraal van die agterpunt van die pars frontalis ossis nasalis en tot mediaan van die lacrimale se agterste dorsale uitsteeksel.

By die 16-dae-embrio strek hierdie verlenging na vorentoe tot in 'n lyn met die voorpunt van die oog, en die frontale is ventraal van die nasale verbreed, en vorm 'n baie stewige sindesmotiese verbinding daarmee. Ventraal is die frontale ook nou deur middel van ligamentagtige bindweefsel met die squamosum en verder na agtertoe op soorteglyke wyse met die pariëtale verbind.

Die pariëtale is in die 10½-dae-embrio aansienlik verbreed en is na vorentoe verleng, mediaan van die agterste dorsale gedeelte van die squamosum. Dit strek ook koudaalwaarts tot lateraal van die oorkapsel en is sindesmoties hiermee verbind. Op hierdie stadium is die grootste gedeelte van die brein wat later deur die onderhawige drie dekbene bedek gaan word, nog sonder 'n benige kapsel.

By die ouer embrio's stoot die pariëtale koudaalwaarts teen die interpariëtale, wat die deel van die breinkapsel tussen die pariëtale en supraocciptale vorm. Hul eindpunte slaan oormekaar waar hul teenmekaar stoot, en dorsomediaan is die verbinding tussen die twee frontalia nog stewiger, deurdat hul deur middel van 'n N-voeg aanmekaar geheg word.

'n Noukeurige beskrywing van die topografiese verhoudings van die drie onderhawige dekbene in die agterste wyk van die skedel is nie moontlik nie, aangesien hulle in die oudste embrio's nog nie hulle definitiewe omvang bereik het nie.

OPSOMMING

1. Die rudimentêre orgaan van Jacobson is net aanwesig by die $3\frac{1}{2}$-dae-embrio.
2. Daar is normaalweg twee paar glandulae supraorbitales: die mediane paar is altyd aanwesig; die laterale net in die gevalle waar hulle buise, wat mediaan uit die neussakke ontspring, normaal verloop.
3. Daar is belangrike bewyse gegrond op ontogenese en topografie dat die been in die voorste dorsale hoek van die orbit 'n lacrimale is.
4. Die ductus nasolacrimalis deurboor nie die lacrimale nie maar verloop in 'n groef lateraal daarvan.
5. Die ligamentum lacrimo-jugale vervang kraakbeen wat tot die planum anorbitale behoort en vervul 'n belangrike funksie by kinese.
6. Die volwasse topografie van die komponente van die onderste boog by voëls is sekondêr.
7. Die squamosum is 'n dekbeen wat op die processus oticus van die pars quadrata palatoquadrati ontstaan.
8. Daar is bewyse in die jonger stadia vir die parige oorsprong van die vomers.
9. Die voorpunt van die pterigoïed breek nie af om met die palatinum te versmelt nie.
10. Verbening word op die trabekels oorgedra deurdat die parasfenoïed die onderpunt van die versmelte trabekels invaheer.
11. Weerskante van die interorbitaalseptum, en omhul deur die sening wat weerskante van die interorbitaalseptum verloop, is daar twee stafies kraakbeen van onbekende morfologiese betekenis.
12. Die menisci in die basipterigoïed gewrig is afkomstig van die trabekels.
13. 'n Interpariëtale is aanwesig.
14. Sekondêre kraakbeen word geïnvaheer in die gewrigsvlakke van die squamosum, quadrotojugale en pterigoïed, waar die bene met die quadratum artikuleer.

ERKENNINGS

Ek wil my innige dank betuig aan prof. C. G. S. de Villiers en dr. M. E. Malan vir hulle waardevolle leiding en kritiek op my werk.

SUMMARY

1. The rudimentary organ of Jacobson is only present in the $3\frac{1}{2}$ days embryo.
2. Normally there are two pairs of glandulae supraorbitales. The median pair is always present, whereas the lateral is only present in those cases where their ducts, which originate medially from the nasal sacs, follow a normal course.
3. There is considerable proof, based on ontogeny and topography, that the bone in the anterior dorsal corner of the orbit is a lacrimal.
4. The ductus nasolacrimalis does not pierce the lacrimal, but it is lodged in a groove on the lateral surface of this bone.
5. The ligamentum lacrimo-jugale, which plays an important rôle in kinesis, replaces a bar of cartilage which formed a part of the planum antorbitale.

6. In adult birds the topography of the components of the lower temporal arcade is secondary.
7. The squamosal is a dermal bone which originates upon the processus oticus of the pars quadrata palato-quadrati.
8. In the early developmental stages there is an indication of the paired origin of the vomers.
9. The anterior end of the pterygoid does not break away to fuse with the palatine.
10. The parasphenoid invades the lower surface of the fused trabeculae and ossification is thus transfered to the latter.
11. Two cartilaginous rods of unknown morphological significance are enclosed in a tendon which lies on either side of the interorbital septum.
12. The meniscus cartilages in the basipterygoid joint are trabecular derivatives.
13. An interparietal is present.
14. " Secondary cartilage " undergoes invasion by the neighbouring os investitiens in the case of the articulatory surface of the squamosal, quadrato-jugal and pterygoid with the quadrate.

LYS VAN AFKORTINGS

ATTA = Agterpunt van atrioturbinale
BK = Bokaak „Oberkieferfortsatz"
BO = Basioccipitale
BPT = Basipterigoïedgewrig
BR = Brein
BS = Bindweefselseptum
BWV = Buis wat vertak
CA = Columella auris
CM = Cartilago metoticus
CN = Concha nasalis
CPT = Cartilago parietotectalis
DNL = Ductus nasolacrimalis
F = Frontale
FA = Foramen antorbitale
FM = Foramen magnum
FO = Foramen ovale
GLS = Glandula supraorbitalis
HB = Hoofbuis
HPT = Hemipterigoïed (Pycraft)
IP = Interpariëtale
IS = Interorbitaalseptum
J = Jugale
JO = Orgaan van Jacobson
KO = Kraakbenige oorkapsel
L = Lacrimale
LLJ = Ligamentum lacrimo-jugale

LNB	=	Laterale neusklierbuis (na mediane neusklier)
LNF	=	„lateraler Nasenfortsatz"
LU	=	Lumen
LWN	=	Laterale wand van neussak
M	=	Maxillare
MBPT	=	Menisci van basipterigoïedgewrig
MNB	=	Mediane neusklierbuis (na laterale neusklier)
MNF	=	„medialer Nasenfortsatz"
MNW	=	Mediane neusgroefwand
MT	=	Voorpunt van mesoturbinale
MWN	=	Mediane wand van neussak
N	=	Nasale
NV	=	„Nasenvorhof"
P	=	Parasfenoïed
PA	=	Pila antotica
PAL	=	Palatinum
PAR	=	Pariëtale
PEP	=	Processus ethmo-palatinus
PFOP	=	Pars frontalis ossis praemaxillaris
PIP	=	Processus infrapolaris
PLANT	=	Planum antorbitale
PMOM	=	Processus maxillopalatinus ossis maxillaris
PN	=	Primitiewe neusseptum
PO	=	Processus oticus
POO	=	Postorbitaalkraakbeen
PPN	=	Processus praenasalis
PR	=	Parasfenodale rostrum
PT	=	Pterigoïed
PZOM	=	Processus zygomaticus ossis maxillaris
PZOMD	=	„ „ „ „ dorsalis
PZOMV	=	„ „ „ „ ventralis
Q	=	Pars quadrata palatoquadrati (verbeen as quadratum)
QJ	=	Quadratojugale
RP	=	Ramus palatinus
RT	=	Recessus tympanicus
SK	=	Skleraalkraakbeen
SN	=	Septum nasi
SO	=	Supra-occipitale
SQ	=	Squamosum
SQA	=	Anlage van squamosum
V	=	Vomers
VB	=	Verdigte bindweefsel
X	=	Onbekende stafie kraakbeen

Born, G. 1879. Die Nasenhöhlen und der Thränennasengang der anmioten Wirbelthier. Morph. Jb., 5: 62.

Brock, G. T. 1935. The temporal bones in Lizards, Birds and Mammals. Anat. Anz., 80: 241.

Broom, R. 1932. The Mammal-like Reptiles of South Africa. Witherby, London.

Cohn, F. 1903. Zur Entwicklungsgeschichte des Geruchsorgans des Hünchens. Arch. mikr. Anat., 61: 133.

de Beer, G. R. 1937. The Development of the Vertebrate Skull. Clarendon Press, Oxford.

de Beer, G. R. and Barrington, E. J. W. 1934. The Segmentation and Chondrification of the Skull of the Duck. Philos. Trans., Ser. B, 223: 411.

de Villiers, C. G. S. 1939. Ueber den Schädel des Südafrikanischen schlangenartigen Scinciden *Acontias meleagris*. Anat. Anz., 88: 289.

de Villiers, C. G. S. 1946. The Relations of the Vomer and Palatoquadrate Bar to the Cranial Rostrum in the Tinamou (*Crypturellus* species) Ann. Univ. Stellenbosch, Ser. A, 24: 21.

Fuchs, H. 1908. Ueber das Munddach der Rhynchocephalen, Saurier, Schlangen, Krokodile und Säuger und den Zusammenhang Zwischen Mund-und Nasenhöhle bei diesen Tieren. Morph. Anthr. 11: 153.

Ganin, M. 1890. Einige Thatsachen zur Frage über das Jacobson'sche Organ der Vögel. Zool. Anz., 13: 285.

Gaupp, E. 1894. Zur vergleichenden Anatomie der Schläfengegend am knochernen Wirbelthier-Schädel. Morph. Arb. 4: 77.

Gaupp, E. 1900. Das Chondrocranium von *Lacerta agilis*. Anat. Hefte, 14: 435.

Gregory, W. K. 1920. A Review of the evolution of the lacrymal bone of vertebrates with special reference to that of mammals. Bull. Amer. Mus. nat. Hist. 42: 95.

* Hallmann, E. 1837. Die vergleichende Osteologie des Schläfenbeins. Hannover 1837.

Heilmann, G. 1926. The Origin of Birds. (Engelse vertaling van „Fuglenes Afstamning") Macmillan, London.

Huxley, T. H. 1867. On the Classification of Birds; and on the Taxonomic Value of the Modification of certain of the Cranial Bones observable in that Class. Proc. zool. Soc., p. 415.

* Jacobson. 1813. Sur une glande conglomérée appartemant a la cavité nasal. Nouv. Bull. Sciences Soc. Philom. Paris, iii.

* Kölliker, A. V. 1860. Ueber die Entwicklung des Geruchsorgans beim Menschen und beim Hünchen. Würzburg. med. Zeit Bd. I.

Lakjer, T. 1926. Studien über die Trigeminus-versorgte Kaumuskulatur der Sauropsiden. C. A. Reitzel, Kopenhagen.

Marples, B. J. 1932. The Structure and Development of the Nasal Glands of Birds. Proc. zool. Soc. Lond., 4: 829.

* Mihalkovics, V. v. 1898. Nasenhöhle und Jacobson'sches Organ. Anat. Hefte. 11: 1.

* Nitzsch. 1820. Ueber die Nasendrüse der Vögel. Meckel's Arch. F. Phys. Bd. 6.

Parker, T. J. 1892. Observations on the anatomy and development of *Apteryx*. Philos. Trans., Ser. B, 182: 25.

Parker, T. J. 1893. Additional observations on the development of *Apteryx*. Philos. Trans., 183: 731.

Parker, W. K. 1866 a. On the osteology of Gallinaceous Birds and Tinamus. Trans. zool. Soc. Lond., 5: 149.

Parker, W. K. 1869. On the structure and development of the skull of the Common Fowl. Philos. Trans., Ser. B., 9: 755.

Peter, K. 1900. Mittheilungen zur Entwickelungsgeschichte der Eidechse. I. Das Wachstum des Riechgrübchens. Arch. mikr. Anat., Bd. 55.

Pycraft, W. P. 1900. On the morphology and phylogeny of the *Palaeognathae (Ratitae* and *Crypturi)* and *Neognathae (Carinatae)* Trans. zool. Soc. Lond., 15: 149.

* Sonies, F. 1907. The development of the chondrocranium of *Anas*. Petrus Camper., 4: 395.

Stresemann, E. 1927. Sauropsida: Aves. Kükenthal-Krumbach'sches Hand. Zool., 7: 1.

Swart, P. J. 1946. Die ontogenese van die „desmognate" monddaktipe by *Anas*. Ann. Univ. Stellenbosch, Ser. B, 24: 1.

Thyng, F. W. 1906. The Squamosal bone in tetrapodous Vertebrata. Tufts Coll. Stud. B. 2, No. 2, p. 35.

* Nie oorspronklike werk gesien nie — gesiteer hoofsaaklik uit Marples 1932.